Histologische Untersuchungen

am

Rückenmark der Tritonen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doctorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Basel

von

Karl Rudolf Burckhardt.

Nebst zwei Tafeln.

Bonn,

Separatabdruck aus dem Archiv für mikroskopische Anatomie.
Band XXXIII. 1889.

Histologische Untersuchungen

am

Rückenmark der Tritonen.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doctorwürde

vorgelegt der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Basel

von

Karl Rudolf Burckhardt.

Nebst zwei Tafeln.

Bonn,

Separatabdruck aus dem Archiv für mikroskopische Anatomie.
Band XXXIII. 1889.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548826_0138

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet den Anfang einer Reihe von Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Centralnervensystems bei Amphibien, bei welchen bis jetzt die Histologie dieses Organs noch wenig studirt wurde. Auch fehlt bekanntlich eine vergleichende Histologie des Rückenmarkes vollständig und was in dieser Hinsicht bekannt ist, schliesst sich mit wenigen Ausnahmen eng an die beim menschlichen Rückenmark gewonnenen Resultate an. Bevor aber verglichen werden kann, ist eine sorgfältige Untersuchung der Repräsentanten aller Wirbelthierklassen unumgänglich nothwendig und es ist nicht einzusehen, warum nicht diese Methode, welche die vergleichende Osteologie so mächtig förderte, auch hier die fruchtbarste sein sollte.

Neben der Absicht, eine Detailbeschreibung zu geben, lag mir aber auch daran, die neuesten Anschauungen über die Histogenese des Rückenmarkes an einem ganz speciellen Objekte aus der Reihe der niederen Wirbelthiere zu controlliren und durch erneute Beobachtungen Schwankendes zu stützen.

Sodann kam ich auf die Idee, die topographische Entwicklung des Rückenmarkes zu verfolgen, wobei sich als allgemeines Resultat ergab, dass die bisher als Schluss des Rückenmarkes bezeichnete Erscheinung nur der erste Akt des gesammten Phänomens sei, eine Ansicht, die auch für das menschliche Rückenmark wird gelten müssen.

Was die Beschaffenheit des Materials betrifft, so wurde dasselbe meist von mir selbst in den botanischen Gärten von Leipzig und Basel gesammelt; ausserdem wurden mir eine Anzahl Tritonen aus früheren Stadien von Herrn Prof. Hertwig in Berlin geschenkt. Die meisten Thiere gehören der Art Tr. alpestris an; doch sind wesentliche Unterschiede nicht namhaft zu machen.

Folgende Flüssigkeiten dienten zur Härtung:

1. Chromsäure 1 % (10 St.), Essigsäure 5 % (24 St.), nach Altmann.
2. Osmiumsäure $^1/_2$ %.
3. Ein Gemisch beider Flüssigkeiten.
4. Platinchlorid 0,25 %.
5. Platinchlorid 0,2 %, concentrirte Picrinsäure und Eisessig 0,24 % (nach Rabl).

Zur Färbung dienten:

A. Zum Durchfärben:

1. Boraxcarmin (Neapler Vorschrift).
2. Haematoxylin (nach Delafield).

B. Zum Nachfärben auf dem Objektträger:

1. Nigrosin 0,25 % mit Eisessig 0,5 % angesäuert (nach Altmann).
2. Bleu de Lyon 0,2 %.
3. Kernschwarz.
4. Eosin 0,1 % in Alk. abs.

Ausserdem kam auch die bekannte Weigertmethode zur Anwendung; dagegen wurden die Versuche mit Golgi's Silberimprägnation wegen wiederholten Misslingens aufgegeben.

Als Einbettungsmasse wurde Paraffin verwandt, da für histologische Zwecke dieses Verfahren unbedingt dem Celloïdin vorzuziehen ist. Die Dicke der Schnitte variirte zwischen $^1/_{50}$ mm mit $^1/_{500}$ mm.

II. Die Mitosen im Rückenmark und die Neuroblastentheorie.

Die Entdeckung Altmann's [1]), dass die Mitosen im Centralnervensystem stets nur in dem den Centralkanal umgebenden Epithel stattfinden, hatte eine eingehende Untersuchung dieser Erscheinung von Seiten mehrerer Forscher zur Folge [2]), welche jeweilen an den Thatbestand mehr oder weniger glaubwürdiger Hypothesen anknüpften.

Zunächst habe ich mich mit Merk [3]) auseinanderzusetzen. Dieser Autor schreibt in Bezug auf seine Untersuchung von Tritonen folgendes:

„Von diesen Thieren standen mir 9 mm lange Exemplare zur Verfügung. Sämmtliche Larven waren arm an Kerntheilungsfiguren, nicht nur im Gegensatz zu den überhaupt mit Kerntheilungsfiguren reichlich versehenen Embryonen der von mir untersuchten Amnioten, sondern auch im Vergleich zu den übrigen Anamnia, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte (Forelle, Frosch). Diese relative Armuth betrifft nicht etwa nur das Centralnervensystem, sondern auch die übrigen Gewebe.“ Dann bespricht er die verschiedenen Abschnitte des Nervensystems und sagt vom Rückenmark: „Die wenigen Figuren waren im Bereiche des Epithels. Keiner der metameren (!) Abschnitte des Rückenmarks zeigte sich irgendwie bevorzugt, was die Zahl der Mitosen anlangte. An 9 Präparaten, die im ganzen 47 Rückenmarksquerschnitte enthielten, konnte ich an 34 Schnitten überhaupt keine Figur erkennen; die übrigen 13 Schnitte beherbergten gewöhnlich eine, seltener mehr, bis zu drei Figuren. Eine einzige Figur war ultraventriculär.“ Er schliesst seinen Abschnitt über die Tritonen: „Mit Hinblick auf die Resultate finde ich es sehr begreiflich,

1) Nr. 9 der Literaturangabe.
2) Nr. 11, 14, 17, 19.
3) Nr. 17, pag. 84.

wenn man (Pfitzner) das Altmann'sche Phänomen an so kerntheilungsarmen Larven übersieht, und dies umsomehr, wenn man nicht sehr viele Thiere untersucht."

Nun liegt aber die Kerntheilungsarmuth nicht etwa an der untersuchten Art oder Gattung, sondern daran, dass Merk ein viel zu spätes Stadium untersucht. Am Schlusse seiner Arbeit kommt er zu dem Resultat, dass die Kerntheilungen im Centralcanalepithel stattfinden müssten, da sich ja der Centralcanal mit zunehmendem Wachsthum erweitern müsse; dagegen lässt er das Dickenwachsthum des Rückenmarkes durch blosse Substanzvermehrung des Zellprotoplasmas vor sich gehen.

Aehnlich hatte sich vor ihm schon W. Vignal[1]) ausgesprochen; am Ende seiner höchst sorgfältigen und an Einzelbeobachtungen reichen Arbeit über das Rückenmark der Säuger gelangt er zu folgendem Schlusse:

„La première hypothèse c'est que toutes les cellules de la moelle so forment surtout dans la première, quelques-unes dans la deuxième rangée des cellules, qui bordent immédiatement le canal central, puis qu'elles émigrent de là vers la périphérie pour former la substance grise ou bien que seules les cellules de la première rangée prolifèrent et repoussent les cellules situées derrière elles et que celles-ci changent de forme à mesure qu'elles approchent de la périphérie."

„Mais cette hypothèse me paraît difficilement admissible; du reste les cellules en voie de division sur les bords du canal de l'épendyme s'expliquent par le fait, que ce canal s'agrandit considérablement pendant cette période et cette augmentation ne peut se faire que parce que les cellules deviennent plus nombreuses."

„Ce qui me porte à penser, que la division qu'on observe dans ce point est destinée à augmenter le nombre des cellules qui bordent le canal de l'épendyme c'est que lorque le fuseau se divise en deux parties ou voit que ses deux parties sont paralleles au bord du canal de l'épendyme et que la plaque équatoriale est perpendiculaire à ce bord, tandis que si ces cellules se divisaient pour former de nouvelles couches cette plaque devrait être parallele

1) Nr. 11, pag. 412 und 413.

à ce bord et l'axe des deux fragments du fuseau lui être perpendiculaire."

Ich musste diesen ganzen Schluss hier citiren; denn im Folgenden wird sich zeigen, wie nahe Vignal der richtigen Anschauung war und sich durch dasselbe Argument wie Merk bestechen liess, dieselbe aufzugeben. Wir werden in einem spätern Abschnitte nachzuweisen suchen, wie überflüssig es ist, all die durch Karyokinese abgetrennten Zellen zur Vergrösserung des Centralcanals beitragen zu lassen. Einstweilen soll dieser Punkt notirt werden. Dagegen ist die senkrechte Stellung der Aequatorialplatte zur Wand des Centralcanals kein Grund dafür, dass die Tochterzelle zwischen dem Epithel verbleibe; vielmehr lässt sich oft unmittelbar nach der Kerntheilung eine Verschiebung der Tochterzelle gegen die Peripherie deutlich nachweisen. Jedenfalls war die Widerlegung, welche Vignal gegen seine eigene Hypothese unternimmt, nicht scharf genug, um dieselbe für unwahrscheinlich zu halten. Er fährt fort: „La seconde hypothèse et celle qui me paraît la plus probable est la suivante, c'est qu'il existe pour les cellules formant la substance grise embryonnaire et les cellules qui l'avoisinent un autre mode de division ou plutôt de réproduction que celui connu sous le nom de division indirecte ou de karyokinèse."

Mit diesen Hypothesen war nun aber nichts anzufangen, da doch die Thatsachen in keiner Weise zwingend waren. Dazu kam noch, dass Rauber[1]) auf Grund sehr genauer Untersuchung von Froschembryonen die Unbedingtheit des Altmann'schen Phaenomens bestritt und Merk die Resultate Raubers bestätigte. Beide Forscher stimmen nämlich darin überein, dass bei Froschlarven ultraventriculäre Mitosen gar nicht eben selten seien, ja sogar gleich häufig wie ventriculäre.

So lag die Sache, als His[2]) auf Grund neuer und über mehrere Wirbelthiere ausgedehnter Untersuchungen dazu gelangte, zunächst die dem Centralcanal anliegenden Zellen in Epithelzellen und Keimzellen zu sondern; nach ihm gehen aus den letzteren

1) Nr. 14, pag. 641.
2) Nr. 19.

durch Mitose embryonale Nervenzellen, Neuroblasten, hervor, welche von ihrer ursprünglichen Lagerstätte nach der Peripherie auswandern, zugleich aber mit ihrem einen Pol zu Axencylindern auswachsen. Nach mehreren Umwandlungen werden aus diesen Neuroblasten Ganglienzellen. „Die Epithelzellen wandeln sich durch einen innern Umbildungsprocess in Spongioblasten und in ein mit diesen verbundenes Markgerüst um. Es scheiden sich innerhalb der einzelnen Zellen eine geformte, fadenförmig sich anordnende und eine durchsichtige, weiche Substanz. Erstere wird zum Markgerüst, indem die Bestandtheile benachbarter Zellen untereinander Verbindungen eingehen. An der Innenfläche bildet sich aus der geformten Substanz die als Netz sich anlegende innere Grenzhaut. Aussen sammelt sich die Substanz zu einer dickern Platte, dem Randschleier, der durch eine äussere Grenzhaut noch einen besonderen Abschluss bekommen kann“ (p. 288 und 289).

Seine ohnehin durch ihre Einfachheit überzeugende Begründung wird noch unterstützt durch ein erdrückendes Beweismaterial; auch scheint mir der Umstand, dass Vignal zum Theil dieselbe Theorie aufgestellt, aber aus unzureichenden Gründen wieder aufgegeben hatte, eher zu deren Gunsten zu sprechen. Beim Durcharbeiten derselben fielen mir jedoch zwei Punkte auf, die ich hier etwas näher beleuchten möchte. Erstens spricht His nirgends von den ultraventriculären Mitosen, in deren häufigem Vorfinden Merk und Rauber übereinstimmen. Und zweitens scheint mir die Zahl der Epithelzellenkerne nicht gross genug, um den Kernen sämmtlicher Spongioblasten entsprechen zu können.

Zählungen der Mitosen an Tritonlarven ergaben folgendes Resultat, wobei ich die von Merk erhaltenen Zahlen für einen Embryo von 9 mm copire.

Länge des Embryo,	Zahl der Schnitte,	ventricul. Mitosen,	ultraventriculäre.
3 mm	50	13	7
6,5 „	41	45	4
9 „	47	13	1

Auf 100 Schnitte berechnet:

Länge des Embryo,	ventriculäre Mitosen,	ultraventriculäre.
3 mm	26	14
6,5 „	110	10
9 „	27	2

Es scheint mir nun, es bedürfe keiner graphischen Darstellung, um einzusehen, dass die grösste Zahl ultraventriculärer Mitosen in ein weit früheres Stadium falle, als die der ventriculären. Auch glaube ich geht deutlich daraus hervor, dass die ventriculären Mitosen desshalb nicht dasselbe Gewebe betreffen können, wie die ultraventriculären und da sich ausserdem die Spongioblasten vor den Neuroblasten entwickeln, dürften wohl die ultraventriculären Mitosen zur Vermehrung der Spongioblasten dienen.

Merkwürdigerweise sind bis jetzt die näheren Umstände der Mitosen noch nie eingehender untersucht worden; es liegt auch nicht in meiner Absicht, eine Beschreibung derselben zu geben; doch möchte ich einige Punkte, die mir von Belang scheinen, hervorheben: Die Zahl der Chromatinschleifen beträgt in der Regel 2×6. Der Vorgang der Karyolyse lässt sich Schritt vor Schritt mit grosser Leichtigkeit verfolgen; die Schleifen bewahren lange ihren Zusammenhang und man sieht nicht selten einen solchen Kernfaden von glashellem Protoplasma umgeben. Das zwischen den Polen und der äquatorialen Platte gelegene Plasma ist sehr fähig, Anilinfarben aufzunehmen, sodass es auch leichter sichtbar wird, als das übrige.

Trotzdem Hensen[1]) sagt, er habe einsehen gelernt „dass die Amphibien wegen der massenhaften Dotterkörner ein vorzugsweise ungeeignetes Objekt für das histogenetische Studium sind", liess ich mich doch nicht abschrecken, auch die histogenetischen Vorgänge des nähern zu verfolgen. Es machte mir auch keine Mühe, sämmtliche Stadien, welche His[2]) für die Neuroblasten aufstellt, zu erkennen. Gerade die Dotteraufnahme geschieht der Art, dass mit möglichst wenigen Mitteln möglichst viel erreicht wird, indem sich der Protoplasmaleib der Neuroblasten zu einer Zeit, wo der Axencylinder schon ausgewachsen ist, zwischen die Dotterkörner durchdrängt und dieselben umfliesst, wie etwa eine

1) Nr. 5, pag. 395.
2) Nr. 19, pag. 257.

Amoebe, welcher eine Diatomee zum Opfer gefallen ist. Die also aufgespeicherten Dotterkörner werden allmählich verdaut. Eine eigenthümliche Rolle spielt sodann das Pigment; es ist in Form minimer Körner vorhanden, erst diffus zwischen den Dotterkörnern vertheilt. Später wird es von den Zellleibern aufgenommen und concentrirt sich meist am Ansatzkegel des Axencylinders; bei grossen Neuroblasten auch am entgegengesetzten Pol. Seltener kommt es den Spongioblasten zu. Eine Erscheinung, auf welche bis jetzt nur Vignal[1]) aufmerksam gemacht hat und welche die Neuroblasten als solche characterisirt, ist die Vacuolenbildung; bei Tritonen taucht dieselbe zu der Zeit auf, ehe die Ansatzkegel der Axencylinder ihre grosse Tinctionsfähigkeit erreichen. Abweichend von Vignal glaube ich jedoch, dass die Vacuolen dem Kern angehören und muss diese Ansicht damit motiviren, dass ich dieselben immer nur dem Kern anliegend und in denselben eingreifend fand. Auch ist bei stärkeren Vergrösserungen leicht zu erkennen, dass das Kernnetz sich auch über die Vacuole erstreckt, was doch schwerlich der Fall sein würde, wenn dieselben zum Protoplasma gehörten. Gewöhnlich kommt nur eine Vacuole vor; zur Ausnahme wohl auch zwei. Was die räthselhaften Bläschen zu bedeuten haben, ist möglicher Weise zu verstehn, wenn einmal die ausserordentlich complicirten Formveränderungen, denen der Kern der Neuroblasten unterliegt, im Zusammenhange untersucht werden. Unterdessen möchte ich mich damit begnügen, auf dieselben hingewiesen zu haben.

In Hinsicht auf die Ansatzkegel der Axencylinder muss ich bemerken, dass ich ihre Tinctionsfähigkeit für die von His beschriebenen Stadien für normal halte. Dagegen steht für mich fest, dass diese Fähigkeit auch kann hervorgerufen werden. So besitze ich z. B. Querschnitte der Medulla oblongata von einem 3,5 cm langen Exemplar von Salamandra maculosa, bei welchen alle Zellen, auch die Spongioblasten diese Tinction aufweisen, die von der normalen bei jungen Larven nicht zu unterscheiden ist. Es ist also hier die grösste Vorsicht am Platze.

Wesentlich andere Umbildungsformen als die von His beschriebenen, existiren nicht und ich glaube, die von C. M. Schmidt[2])

1) Nr. 11, pag. 223.
2) Nr. 12, pag. 18.

als „Körner“ beschriebenen Gebilde als Kunstprodukte ansehen zu müssen, die allerdings besonders leicht bei Amphibien zu entstehen scheinen. Erstens kommen sie nämlich in allen Stadien je nach der Behandlung massenhaft vor zu Zeiten und bei einer Form des Zellleibes, wo sich in andern Fällen unzweifelhaft struirte Kerne vorfinden; auch ist nicht wohl anzunehmen, dass diese Gebilde, wenn sie wirklich Umbildungskugeln wären, bei andern Wirbelthieren fehlen sollten.

Zum Schlusse dieses Abschnittes verweise ich auf die Abbildungen von Mitosen und zwar auf die beiden ultraventriculären auf der linken Seite von Fig. 1, dann auf die 3 ventriculären rechts auf Fig. 2. Für die Aufnahme von Dotterkörnern durch das Plasma eines Neuroblasten spricht Fig. 7. Das Auftreten der Vacuolen in ihrer allgemeinen Erscheinung zeigt Fig. 2; ferner ist die Vacuole, sowie die Pigmentanhäufung auf Fig. 8 abgebildet. Fig. 9 und 10 stellen Neuroblasten dar zu Beginn ihrer Entwicklung, ebensolche finden sich auf Fig. 1 links. Beispiele für die His'sche Anschauung von der Entwicklung der Neuroblasten liessen sich noch massenhaft geben; ich begnüge mich mit einigen wenigen und verweise im Uebrigen auf seine eigenen Abbildungen.

III. Weitere Entwicklung der histologischen Elemente.

Wir haben gesehen, dass aus dem ursprünglich einfachen Medullarrohre nach seiner Lostrennung vom Hornblatte auf dem Wege der Mitose zwei verschiedene Zellkategorien hervorgehen, nämlich Spongioblasten und Neuroblasten. Es bleibt uns also zunächst übrig, die weitere Entwicklung dieser Anlagen zu verfolgen, und da die Spongioblasten und die aus ihnen hervorgehende Stützsubstanz zeitlich das Primäre sind, beginnt die Beschreibung sachgemäss mit ihnen.

A. Stützsubstanz.

Werfen wir einen Blick auf Fig. 1, so ist leicht zu erkennen, dass wir hier die Anfänge der weissen Substanz in Gestalt eines grobmaschigen Netzes an der Peripherie des Querschnitts vor uns haben. Sternförmig strahlen von bestimmten Zellen im dorsalen

Theil protoplasmatische Pfeiler aus, im ventralen Theil ist bereits ein feines Netzwerk entstanden; eine sehr deutlich contourirte Membrana limitans externa begrenzt das gesammte Gerüst. Stellenweise lassen sich noch die Ansätze der ursprünglichen, jetzt aber aufgelösten Zellwände des Epithels unterscheiden. Eine Zwischensubstanz ist nicht wahrnehmbar, wohl aber einige Neuroblasten, die uns nun nicht weiter interessiren. Dorsal und ventral in der Medianlinie liegt je eine Epithelzelle. Sämmtliche Kerne sind von ovaler Gestalt und wenig lichtbrechend. Auf einem weiteren Stadium anlangend, finden wir das ursprüngliche Verhältniss nur wenig verändert, doch nicht mehr so durchsichtig. Das feine Netzwerk ist zu einem noch engmaschigern Randschleier geworden; von den Spongioblasten haben sich die einen als Epithel um den Centralcanal erhalten, die andern sind nach aussen verschoben und zeichnen sich durch den Mangel an Vacuolen aus (Fig. 2). Eine Mb. limitans interna können wir erst jetzt unterscheiden; die Leiber der Spongioblasten, deren Kerne nicht dem Centralcanal anliegen, enden mit einer kleinen Verbreiterung ihrer Basis in ihr. Die Zellenkerne sind durchsichtig geworden und nehmen Carmin begierig auf, welche Fähigkeit von jetzt an immer mehr zunimmt und die Unterscheidung von kleinen Ganglienzellen erleichtert. In Folge des Centralcanalschlusses nehmen sodann viele Zellkerne eine spindelförmige oder cylindrische Gestalt an; am meisten jedoch die in der Medianebene gelegenen. Fig. 4 zeigt auch das interessante Verhältniss, dass eine Anzahl von Kernen der Stützsubstanz beim Schlusse des Centralcanals an die dorsale Peripherie gedrängt wurden; nichts destoweniger sind ihre Zellenleiber bis gegen den Centralcanal zu verfolgen, wo sie allerdings unter den spindelförmigen Zellen verschwinden. Auf dieser Stufe bildet die gesammte Stützsubstanz, soweit sie Kerne enthält, ein Pfeilerwerk, das unter sich nicht oder höchst spärlich communicirt; diese Pfeiler gehn an der Peripherie in ein höchst engmaschiges Netz über, welches dazu dient, die von den Nervenzellen ausgehenden Axencylinder zu umspinnen. Nach aussen wird dieses Netz von einer Säulenschicht und der dieselbe abschliessenden Mb. limitans externa begrenzt; dass wir es mit Säulen zu thun haben, und nicht mit Lamellen, wie Stieda[1]) vermuthete, lässt

1) Nr. 3, pag. 290, ebenso auch Reissner Nr. 2, pag. 27.

sich leicht durch Längsschnitte nachweisen. Kerne, welche in der weissen Substanz versprengt vorkommen, habe ich nie am Aufbau der Stützsubstanz theilnehmen sehen; diese Kerne werden bei den Ganglienzellen des eingehenden behandelt. Beim erwachsenen Rückenmark sind nur noch die Epithelzellen des Centralcanals deutlich als solche zu erkennen. Das Netz hat sich am schwächsten in der Medianebene entwickelt; hier ist daher der Zusammenhang der Mb. limitans externa mit dem Epithel am deutlichsten geblieben. Am stärksten ist die Substanzvermehrung in den lateralen Partieen, dort findet eine Zunahme statt, so lange das Thier überhaupt wächst.

Dass die Stützsubstanz bindegewebigen Ursprungs sei, wie von den ausgezeichnetsten älteren Forschern auf Grund der Arbeiten von Bidder und Kupffer[1]) und vieler neuer Untersuchungen geglaubt wurde, wird wohl seit Gierke's[2]) trefflicher Arbeit Niemand mehr aufrecht erhalten wollen. Weniger allgemein ist dagegen noch die Auffassung Hensens[3]), dass das Mark der Säugethiere ein mehrfach geschichtetes Epithel sei. Ich muss hier an eine alte Beobachtung Stieda's[4]) anknüpfen; dieser Autor sieht nämlich am Rückenmark des Axolotl, dass die hinter dem Centralcanalepithel gelegenen Zellkerne mit ihrem Zellleib doch an die Mb. limitans interna reichen; unterstützt wird seine Beschreibung von einer vollkommen richtigen Abbildung. Gegenüber Schmidt[5]), welcher diese Beobachtung anzweifelt, muss ich dieselbe aufrecht erhalten. Ich glaube sogar, dass sie für die Auffassung der Stützsubstanz von ganz besonderer Bedeutung ist. Denn, wenn thatsächlich alle Leiber der Stützzellen an der Mb. limitans interna enden, so ist dadurch die gesammte Stützsubstanz ein einfaches Epithel, dessen Kerne allein geschichtet sind. Auf Schnitten von genügender Feinheit lässt sich aber eine ungeheure Anzahl von Zellleibern wahrnehmen, welche an der Mb. limitans interna ansetzen; so zähle ich an einem Querschnitte 35 und an einem andern 41 solcher Säulen, Zahlen die annähernd denen der auf einen Querschnitt entfallenden Spongiosakerne entsprechen. Bis mir also ein Gegenbeweis erbracht wird, muss ich an der Behauptung fest-

1) Nr. 1, pag. 43 etc.
2) Nr. 13 und 15.
3) Nr. 5, pag. 382.
4) Nr. 3, pag. 289.
5) Nr. 12, pag. 14.

halten, dass das Stützgewebe des Rückenmarkes bei Caudaten noch ein einfaches geschichtetes Epithel sei. Selbstverständlich möchte ich damit die Wahrscheinlichkeit, dass dieses einfache Epithel nur den Amphibien zukomme, nicht bestreiten, sondern halte diese Auffassung der von Hensen gegenüber für eine Ergänzung. Denn es ist doch wahrscheinlich, dass das mehrfach geschichtete Epithel, wie es jener Autor für die Säugethiere statuirt, im Laufe der phylogenetischen Entwicklung aus einem einfachen hervorgegangen sei und dass also dieses einfache Epithel noch irgendwo vorkomme. Den Beschreibungen von Rhode [1]) zufolge wird wohl auch die Stützsubstanz von Amphioxus so aufzufassen sein; es stehn mir aber keine eigenen Untersuchungen zu Gebote, um dies zu entscheiden.

Ich möchte hier noch hervorheben, dass an der Auffassung der Stützsubstanz als bindegewebigen Ursprungs, wohl hauptsächlich das Uebersehen der Mb. limitans externa mit schuld war.

Meines Wissens hat Goette [2]) zuerst dieselbe genau erkannt; was dagegen die Entstehung des Randschleiers betrifft, so fehlen ihm da klare Bilder und Vorstellungen durchaus.

Wirkliches Bindegewebe tritt nur in Gestalt der Blutgefässe und der darin circulirenden Blutkörperchen in das Rückenmark, ich habe jedoch über dasselbe keine neuen Beobachtungen mitzutheilen.

Wir kommen zum Schlusse noch auf den Centralcanal zurück; pag. 7 habe ich angedeutet, dass die Vergrösserung dieses Canals mit den Mitosen im Keimepithel nichts zu thun habe, wie Vignal und Merk glaubten, oder dass mindestens die vielen Zellkerne, welche gebildet werden, nicht dem Centralcanalepithel zu Gute kommen. Messen wir das Lumen des Canals bei einem Triton von 7 mm Länge, so ergiebt sich eine Höhe von 40 μ und eine Breite von 5 μ; bei einem erwachsenen Exemplar von 90 mm finden wir einen kreisrunden Canal von 10 μ Durchmesser. Daraus resultirt, dass der Umfang des Lumens für Triton I 90 μ, für Triton II 30 μ beträgt; also hat eine Reduction auf das Drittel stattgefunden. Zählt man sodann die dem Centralcanal anliegenden Epithelzellkerne, so erhalten wir für Triton I 35 durchschnitt-

1) Nr. 18.

2) Nr. 4, pag. 276 und 277.

lich, für Triton II dagegen 24. Nun scheint die Methode der letzteren Zahlen mangelhaft, indem ja nur die Kerne gezählt wurden, es ist aber unmöglich bei jungen Tritonen die Stützpfeiler zwischen die Epithelzellkerne so zu verfolgen, dass eine Zählung möglich wäre. Aus den letzteren Zahlen geht eine Reduction der Zellkerne pro Querschnitt hervor; sicher findet keine Vermehrung statt. Rechnen wir nun, wie Merk [1]) es thut, eine Substanzvermehrung und eine Lockerung des Gewebes mit der Verengerung des Centralcanals um $^1/_3$ zusammen, so ist gewiss kein Grund mehr vorhanden, warum die durch Mitose massenhaft neu gebildeten Zellen auch noch sollten dazu beitragen, das Epithel des Centralcanals zu vermehren.

Flimmerhaare kommen bei den Tritonen zeitlebens nicht vor; dass Merk sie also bei Embryonen vergeblich sucht, ist leicht zu begreifen.

B. Ganglienzellen.

Zu einer Zeit, wo die ersten Anfänge des Randschleiers auftauchen (Fig. 1), finden wir auch schon Neuroblasten vor; so liegen z. B. dorsal der Peripherie genähert die ersten unzweideutigen Neuroblasten, welche sich durch ihren matten, stark granulirten Kern und ihre Birnenform zu erkennen geben. Sehr oft kommt auch einer der ersten Neuroblasten an der ventrallateralen Ecke des Querschnitt zum Vorschein. Bald folgen ähnlich beschaffene lateral gelegene nach. Dieser ausgesprochene Typus verwischt sich immer mehr, sodass z. B. auf Fig. 2 die Neuroblasten nur noch durch den Besitz einer Vacuole von den Epithelzellen unterschieden sind, wozu noch der tingirbare Ansatzkegel meist etwas später erscheint. Ein Nucleolus und ein Nucleolinus sind von Anfang an wahrzunehmen.

Betrachten wir einen Querschnitt einer älteren Larve, so können wir 2 typische Formen von Ganglienzellen unterscheiden:

1. Grosse Ganglienzellen. Sie besitzen einen stark entwickelten Protoplasmaleib, welcher fibrilläre Streifung zeigt und zahlreiche Fortsätze meist der Peripherie zu gerichtet entsendet, einen runden oder ovalen Kern, der in späteren Larvenstadien

1) Nr. 17, pag. 114.

Anilinfarbstoffe begierig aufnimmt und im Innern eine früher nicht vorhandene Masse aufweist. Ein starker Axencylinder verläuft meist in entgegengesetzter Richtung vom Leibe.

2. Die kleinen Ganglienzellen mit schwach entwickeltem Leibe der sich bei der extremen Form nicht über die ersten Zustände grosser Ganglienzellen erhebt; der Leib ist meist kaum zu sehen, dagegen ein dem Carmin zugänglicher, durchsichtiger Kern, der sich nur dann mit Anilin färbt, wenn keine andere Färbung vorausgeht. In seinem Innern findet sich ein feines Netz; sonst ist er durchsichtig. Der Axencylinder bleibt hinter denjenigen grosser Zellen zurück. Zwischen diesen beiden typischen Formen existiren nun aber alle denkbaren Uebergänge. Während die grossen Ganglienzellen peripher liegen, nehmen die kleinen die centralern Partien ein. Eine Ausnahme davon machen nur wenige, kleine Zellen, welche unweit der Medianebene dorsal und ventral die Zone der grossen Zellen überschreiten. Im Allgemeinen lässt sich das Gesetz aufstellen, dass die grossen Zellen die zuerst, die kleinen die zuletzt entstandenen sind. Denn wir haben schon gesehen, dass auf den jüngsten Stufen zuerst die beiden markirtesten der grossen Zellen vorhanden sind. Es scheint mir auch diese Aufeinanderfolge der Zellen in radialer Richtung ein neuer Beweis für die Richtigkeit der Annahme einer Auswanderung der Neuroblasten von ihrer Keimstätte zu sein.

Eine Kategorie von Zellen, welche eine besondere Besprechung erheischt, sind die sogenannten Hinterzellen. Reissner[1]) machte zuerst auf „grosse innere Nervenzellen, die constant im oberen Theile der grauen Substanz anzutreffen sind und deren grösste Ausdehnung, wie auch ihre Forsätze sich mit seltenen Ausnahmen von vorn nach hinten erstrecken", bei Petromyzon aufmerksam und empfiehlt, dieselben auch bei Amphibien, wo er zu keinem sichern Resultate kam, zu suchen. Bei Petromyzon wurden diese Zellen seither beschrieben und der Verlauf ihres Axencylinders aufgesucht. Die eingehendste Darstellung gab Freud[2]), welcher den Axencylinder dieser „Hinterzellen" in die sensible Wurzel verfolgen kann. Bei Amphibien wurden diese Zellen seit Reissner aber nicht mehr gesucht; weder Stieda noch Schmidt beschrieben etwas der Art. Abweichend von dem Verhalten bei

1) Nr. 2, pag. 14.

2) Nr. 6 und 7.

Petromyzon, liegen diese Zellen bei den Tritonen immer genau in der Medianebene der dorsalen grauen Substanz und zwar so, dass ihre Längsaxe zur Medianebene senkrecht steht. Gegen Farbstoffe verhalten sie sich genau wie die andern grossen Zellen; der Kerndurchmesser beträgt 15—20 μ; der Kern liegt bisweilen dem spindelförmigen Leib seitlich an, sodass eine der Ranvier'schen T-Zelle ähnliche Form entsteht, meist liegen 2 solcher Zellen hintereinander, wobei sich dann ihre Axencylinder in entgegengesetzter Richtung verlaufen. Fig. 4 und 5 zeigen solche Zellen. Da bekanntlich bei der Aufsuchung von Axencylindern oft Vorurtheile mit im Spiele sind, so muss ich bemerken, dass ich, bevor mir die Freud'schen Arbeiten bekannt waren, den Axencylinder folgendermaassen verlaufen sah. Er tritt in schwach gebogener Richtung lateral heraus und biegt nach einem Verlauf von doppelter Zellenlänge in das später zu besprechende Lateralbündel um; ob er hier nach vorn oder hinten verläuft, kann ich nicht angeben; sicher aber ist, dass dieses Lateralbündel den einen Theil der sensiblen Wurzeln liefert und demnach wäre also auch hier die Wahrscheinlichkeit, dass die Hinterzellen mit den sensiblen Wurzeln in Verbindung stehen, gewiss nicht anfechtbar. Interessant ist auch das Verhalten dieses Axencylinders am erwachsenen Rückenmarke; dort hat derselbe durch die Bildung der Hinterhörner eine zweimalige Biegung erfahren. Ich glaube also, auf Grund dieses Befundes dürfen diese Zellen ruhig mit den Freud'schen in Analogie gesetzt werden und auch den Namen „Hinterzellen" beanspruchen. Uebereinstimmend mit Freud kann ich auch constatiren, dass die Zahl dieser Zellen caudal zunimmt; eine solche bilde ich auch noch Fig. 11 aus der äussersten Schwanzspitze von Tr. taeniatus ab. Es hat kein grosses Interesse, die verschiedenen Formen, welche die Ganglienzellen besitzen, des eingehenden zu beschreiben. Das einfachste Verhältniss zeigen die kleinen Ganglienzellen; meist fehlt ihnen ausser dem Axencylinder jegliches Protoplasma, wobei freilich möglich ist, dass dasselbe in Gestalt einer höchst zarten Schicht den Kern überzieht. Auf Fig. 12d habe ich eine kleine Zelle abgebildet, bei welcher die ersten Ansätze zu Ausläufern vorhanden sind; eine weitere Stufe zeigt Fig. 12c; das ist eine mittlere Zelle mit deutlichem Leib und einem weithin verfolgbaren Axencylinder. Wir finden hier, sowie in Fig. 12a dasselbe Verhältniss, das wir schon

bei Hinterzellen gelegentlich vorkommen sahen; nämlich, dass der Kern ausserhalb der directen Fortsetzung des Axencylinders in dem Leib liegt; der letztere zeigt hier eine reiche Verästelung der Fortsätze. Zwei weitere Beispiele von Zellformen geben Fig. 12b und c, auch möchte ich noch auf die in Fig. 4 abgebildeten Ganglienzellen, besonders aber auf die dort gezeichnete kolossale Vorderhornzelle aufmerksam machen. Solche Vorderhornzellen finden sich jedoch nicht regelmässig an dieser Stelle vor. Sehr bezeichnend ist der Umstand, dass die Fortsätze in ihrer grossen Mehrzahl radial- und peripheriewärts ausstrahlen; eine Erklärung desselben wage ich jedoch nicht zu geben.

Wir haben früher gesehen, dass jeweilen auf einem Querschnitt in der weissen Substanz Kerne vorkommen, die von den meisten Forschern bemerkt, aber nie in einen richtigen Zusammenhang mit der grauen Substanz gebracht werden konnten. Ich will hier nur herausgreifen, was der Erforscher der Stützsubstanz Gierke[1]) über dieselben sagt: „aus dem eben Gesagten das Wichtigste zusammenfassend behaupte ich also, dass im Centralnervensystem erwachsener Thiere freie runde Gebilde ohne Fortsätze, sog. Körner nur zufällig ganz ausnahmsweise und unregelmässig vorkommen. Dieselben sind einmal wandernde Lymphoïdzellen . . . . oder sie sind aus der embryonalen Zeit übrig gebliebene Bildungszellen . . . . . Dagegen existiren die für gewöhnlich als „Körner“ oder als „freie Kerne“ beschriebenen Körper in Wirklichkeit nicht, vielmehr werden andere Gebilde irrthümlich für solche genommen“. Es hat keinen Sinn die Aeusserungen aller möglichen Forscher über diese Kerne anzuhören und so will ich bei Gierke's Annahme, dass die Kerne zum Theile Lymphoïdzellen sein mögen anknüpfen. Ich glaube auch, dass diess in manchen Fällen so sein mag, und zwar besonders in der Nähe von Blutgefässen. Dagegen ist es mir gelungen, Axencylinder von diesen Kernen ausgehen zu sehen und zwar sehr zarte Axencylinder, die nur bei starken Vergrösserungen können wahrgenommen werden; in beiden beobachteten Fällen verlief der Axencylinder in radialer Richtung bis zur Peripherie der grauen Substanz; dort bog er im einen Fall nach oben, im andern nach unten scharf um; ihn weiter zu verfolgen gelang mir aber nicht. Wenn die Beobachtung von nur

1) Nr. 13, pag. 457.

zwei Fällen zu unsicher scheint, um daraus einen definitiven Schluss zu ziehen, so muss daran erinnert werden, dass es überhaupt selten gelingt, Axencylinder unzweifelhaft zu verfolgen und dass also dieses Ergebniss immerhin als günstig darf bezeichnet werden. Fig. 4 rechts sind beide Fälle dargestellt. Wie sind nun diese Zellen, die durch den Besitz von Axencylindern ihre Zugehörigkeit zu den Ganglienzellen kund geben, wie sind sie dahin gelangt. Es muss wohl angenommen werden, dass diese Kerne bei der Bildung des Netzes der Stützsubstanz als Neuroblasten zwischen den sich bildenden Randschleier geriethen und nicht mehr heraus konnten; infolge davon wurden sie verschleppt und gelangten an den Ort, wo wir sie jetzt finden. Immerhin kann diess nur für einen Theil der Kerne gelten; ich glaube auch mit Gierke, dass manche davon Lymphoïdzellen sein werden.

Ueber die Axencylinder vermag ich histologisch nichts neues anzugeben; von ihrer topographischen Anordnung wird im folgenden Abschnitte die Rede sein.

IV. Topographie des Rückenmarkes.

Nachdem wir nunmehr die Entwicklung der histologischen Elemente im Einzelnen erörtert haben, müssen noch ihre Lagebeziehungen zu einander betrachtet werden, sowie auch die Veränderungen, welchen das Rückenmark als gesammtes unterworfen ist. Ein Blick auf Fig. 1 zeigt uns die ersten Anfänge weisser Substanz in Gestalt eines protoplasmatischen Netzwerkes, welches zunächst ventral und lateral sich auszubreiten beginnt. Die Zellkerne stehen noch annähernd senkrecht zur Begrenzung des Centralcanals, doch macht sich immerhin schon ein Verhältniss geltend, das in der Folge an Deutlichkeit gewinnt. Je dorsaler und peripherischer nämlich die Zellen stehn, um so mehr entfernt sich die Längsaxe der Kerne von der Normalstellung zum Centralcanal (Fig. 2); beachtenswerth ist dabei auch, dass die grosse Mehrzahl der Zellkerne ovoïde Gestalt besitzt, kuglige Kerne finden sich nur ventral, zu diesen gehört die grosse Vorderhornzelle und ihre Nachbarn. Als ein wichtiger Markstein für die Entwicklung des Rückenmarkes ist die Anlage der Hinterzelle zu erwähnen, welche

im embryonalen Mark noch dorsallateral gelegen ist und sich deutlich durch die Blässe ihres Kernes zu erkennen giebt. Die weisse Substanz ist zu einem sichelförmigen bilateralen Streif ausgewachsen und besteht zunächst nur aus Stützsubstanz, in welcher erst allmählich Axencylinder auftauchen, als deren zeitlich erste die von den grossen Ganglienzellen ausgehenden zu bezeichnen sind. Diese einfachen Verhältnisse compliciren sich in der Folge und ohne eine genaue Analyse dieses Vorgangs ist es unmöglich, über die definitive Structur des Rückenmarks ins Klare zu kommen. Zunächst folgt der als Schluss des Centralcanals allgemein bekannte Process. Fig. 3 stellt den Beginn desselben dar. Dorsal hat sich der Querschnitt stark verbreitert. Der Centralcanal hat ein bisquitförmiges Lumen und seine Höhe ist gegenüber der früheren reducirt. Die Hinterzelle beginnt sich ihrer definitiven Lage in der Medianebene zu nähern, wir finden sie auf halbem Wege; die dorsal und ventral in der Medianebene gelegenen Epithelzellen beginnen sich zu dehnen; die lateral gelegenen Zellkerne haben eine vollständige Tangentialstellung angenommen. Die weisse Substanz hat sich zunächst nicht verändert. Doch beginnt sie sofort nach Schluss des Centralcanals sich stärker zu entfalten, als dies bisher geschah. Fig. 4 zeigt einen Centralcanal der vollständig geschlossen ist. Die Epithelzellen, besonders die in der Medianebene gelegenen Dorsalzellen, haben eine spindelförmige Gestalt angenommen, deren grösster Theil von den Kernen absorbirt wird. Die Leiber dieser Zellen strahlen nach allen Seiten radiär aus. Die Hinterzelle ist in der Mitte angelangt; die sie umgebenden kleinen Ganglienzellen haben ihre mediane Stellung ebenfalls eingenommen, indess die ventraler gelegenen in die von den Stützfasern vorgeschriebenen Bahnen einlenkten. Die Zellleiber der Ganglienzellen haben sich stark entwickelt und ragen überall in die weisse Substanz hinaus; eine regelmässige büschelartige Ausstrahlung lässt sich besonders an der Stelle erkennen, wo später die Hinterhörner zu finden sind. Hier ist auch noch darauf aufmerksam zu machen, dass die Peripherie der grauen Substanz von einer Bogenschicht gegen die weisse Substanz lateral abgegrenzt ist; diese Bogenschicht war auch schon auf früheren Stadien zu erkennen, doch sind hier die Axencylinder, welche dieselbe bilden, verstärkt durch die ebenfalls in dieser Richtung entwickelten Leiber mancher Zellen (vergl. Fig. 12a mit den lateralen

Ganglienzellen von Fig. 4). Es wäre sehr schwierig, zu beweisen, dass von den dorsalen Ganglienzellen aus keine Axencylinder ventralwärts ziehn; doch scheint dieser Fall entweder gar nicht oder höchst selten vorzukommen, wie ein Blick auf das erwachsene Rückenmark lehrt. Eine Scheide der Bahnen anzugeben scheint fast unmöglich, doch glaube ich, liesse sich vorläufig eine solche feststellen. Wir haben ja pag. 18 gesehn, dass die beiden in die weisse Substanz versprengten Kerne von Ganglienzellen ihre Axencylinder nach verschiedenen Richtungen verlaufen liessen (Fig. 4); annäherungsweise wird also wohl die zwischen ihnen gelegene Zone ungefähr die Bahnen der Axencylinder scheiden. Nun haben wir auch die weisse Substanz nicht zu vergessen. In der eben angegebenen Zone verläuft ein Laterallängsbündel markhaltiger Axencylinder, welches von dorsalen Ganglienzellen gespiesen wird. Dieses Bündel wird also noch dem Dorsalgebiete angehören und wir hätten demnach die Grenzen zwischen dorsalem und ventralem Axencylinderverlauf an den ventralen Rand dieses Bündels anzusetzen. Die weisse Substanz hat mächtig an Volumen gewonnen; ausser dem oben erwähnten Lateralbündel nehmen wir ein sehr starkes, auf dem Querschnitt halbmondförmiges Ventrallateralbündel wahr; ferner ein kleines Dorsalbündel und ein nur in gewissen Körpergegenden, nämlich in der Cervical- und Lumbalanschwellung nachweisbares Bündelchen, welches der Medianebene genähert ventral vor den Hinterzellen verläuft. Dass ausserdem noch Axencylinder der Länge nach verlaufen ist nicht zu leugnen; ich wollte nur die durch Weigert'sche Hämatoxylinfärbung erkennbar geschlossenen Bündel namhaft machen. Im Ventrallateralbündel stechen medianwärts 2 grosse Querschnitte von Axencylindern in die Augen, es sind die Mauthner'schen Fasern. Ventral von denselben finden wir andere ebenfalls sehr starke Fasern, die gelegentlich auch fast den Durchmesser der Mauthner'schen erreichen können.

Faserzüge, die in der Ebene des Querschnitts verliefen, konnte ich nicht finden. Dagegen kreuzen sich ventral in der Medianebene einzelne Axencylinder; dasselbe Verhalten von einzelnen Axencylindern findet sich auch an der Stelle, wo die fortlaufende Reihe der Hinterzellen intermittirt; dort treten jeweilen Fasern der Zellen von rechts nach links und umgekehrt; diese hintere Kreuzung wurde bisher übersehen; doch glaube ich, dass sie erst

secundär entsteht durch Ineinanderschieben derjenigen Zellkerne, welche in früheren Stadien median von der Hinterzelle standen. Commissuren [1]) existiren nicht.

Es bleibt uns nun noch übrig, den Querschnitt durch ein völlig ausgebildetes Rückenmark zu beschreiben. Die elegante und durchsichtige Disposition der histologischen Elemente, wie wir sie im Larvenleben vorfanden, macht einer scheinbar geringern, unvollkommenern und derbern Anordnung Platz. Was zunächst in die Augen springt, ist die Abnahme der Zellkernzahl pro Querschnitt. Diese Abnahme ist nichts Unerwartetes, denn wie könnte sonst das Rückenmark so sehr in die Länge wachsen, da doch keine Neubildung von Zellen stattfindet? Genaue Zählungen an gleich dicken Schnitten derselben Rückenmarksgegend ergaben in Bezug auf die Zellkerne folgende Zahlen:

Larve	Erwachsener
105	57
111	60
102	80
99	65
Im Mittel 106	65

Es wäre also zunächst eine Reduction der Zellkernzahl bei erwachsenen Individuen gegenüber den Larven auf 3,5 constatirt. Die beiden Sulci, der dorsale und der ventrale, sind tiefer geworden. Das Ventrallateralbündel hat sich in ein ventrales Bündel, welches zwischen den Centralcanal und die Mauthnerfaser hinaufrückt und in das laterale, welches der grauen Substanz lateral sich anschmiegt, getrennt. Das ursprünglich laterale Bündel lehnt sich ebenfalls der grauen Substanz dorsal vom vorigen an; dagegen ist das Dorsalbündel in die Lücke zwischen Hinterhorn und Sulcus dorsalis gedrängt worden. Die ganze weisse Substanz hat also eine klammerförmige Gestalt angenommen, dadurch dass sie lateral bedeutend an Masse gewonnen hat. In der grauen Sub-

1) Es herrscht eine unglaubliche Verwirrung in Bezug auf den Gebrauch der Wörter: „Kreuzung“ und „Commissur“. Manche Forscher sprechen sogar von „Kreuzungscommissuren“. Ich schliesse mich dem Vorgehen von H. Virchow an, welcher die Commissuren homogene Pole, die Kreuzungen dagegen heterogene Pole verbinden lässt. Das Corpus collosum ist also eine Commissur, während z. B. die Fasern des Trochlearis eine Kreuzung bilden.

stanz hat dorsal die büschelförmige Ausstrahlung sich vermehrt und zu einer Hinterhornbildung geführt. Die radialen Zellausläufer haben an Stärke zugenommen und ragen in die weisse Substanz, ohne jedoch mit derselben in organische Verbindung zu treten. Die Spindelform der Epithelzellkerne hat wieder einer mehr cylindrischen Platz gemacht; im Allgemeinen haben die Zellkerne an Volumen zugenommen. Wir haben schon früher gesehen, dass die Hinterhornbildung zu einer doppelten Biegung des Ayencylinders an der Hinterzelle führte; das ist ein wichtiger Fingerzeig, denn durch den unregelmässigen Verlauf dieses Axencylinders werden wir darauf aufmerksam gemacht, dass die Lage des Lateralbündels sich nicht wesentlich geändert hat. Daraus folgt, dass auch die übrigen den Dorsalzellen entspringenden Axencylinder nicht in der büschelförmigen Ausstrahlung weitergehn, sondern entweder ebenfalls in das ehemalige Lateralbündel oder in das Dorsalbündel eintreten. Folglich kann auch die Ausstrahlung nur morphologisch den Namen eines Hinterhornes bekommen, unter dem Vorbehalt, dass sie nur aus Zellleibern besteht und nicht aus Axencylindern; dafür spricht auch ihre Entstehung.

Es bliebe uns nun noch übrig auf die Veränderungen einzugehn, welche das Rückenmark seiner Länge nach erfährt. Was bisher betrachtet wurde, waren Querschnitte, die dem am höchsten entwickelten vorderen Theile des Rückenmarkes entstammten. Nun möchte ich noch an die Abbildung Fig. 11 einige Erörterungen anschliessen. Stieda[1]), Fraisse[2]) und Schmidt[3]) beschreiben die äusserste Spitze des Rückenmarkes als ein einschichtiges Epithelrohr. Ich kann dies nur bestätigen; dazu muss ich die überraschende Thatsache constatiren, dass diese Epithelzellen wirkliche Axencylinder entsenden. Ich kann auf dem Fig. 11 zu Grunde liegenden Querschnitt deren drei zählen, die sich zu einer motorischen Wurzel vereinigen. Weitere Untersuchungen werden dieses höchst eigenthümliche Vorkommniss bestätigen müssen, bevor man daraus allgemeine Schlüsse ziehen darf. Auf der betreffenden Figur ist auch noch eine Hinterzelle, welche einen Axencylinder entsendet, eine Mb. limitans externa kann ich nicht

1) Nr. 3, pag. 288.
2) Nr. 8, pag. 25.
3) Nr. 12, pag. 40.

mehr wahrnehmen. Bevor das Rückenmark zu diesem Epithel sich vereinfacht, nimmt sein Querschnitt eine rundliche Gestalt an; etwa $^1/_2$ cm vor der Schwanzspitze rückt der Centralcanal in die Höhe, so dass sein Abstand zum dorsalen Rande kleiner wird als der zum ventralen; die Sulci sind schon längst verschwunden.

Obschon ich weiss, dass mechanische Erklärungsversuche in der Embryologie nicht eben freundlich aufgenommen zu werden pflegen, so kann ich mir doch nicht versagen, die mechanischen Bedingungen aufzusuchen, welche den topographischen Veränderungen des Rückenmarkes zu Grunde liegen. Dabei muss ich betonen, dass ich mich nicht etwa bei der Feststellung von Thatsachen durch Rücksichten auf eine solche Erklärung leiten liess, sondern dass ich durch die Thatsachen veranlasst wurde, einen solchen Versuch zu wagen. Ueber die Berechtigung, mechanistische Anschauungen in die Embryologie einzuführen, werde ich bei anderer Gelegenheit mich aussprechen; einstweilen setze ich dieselbe voraus.

Wenn wir ein Schichtensystem so zusammenbiegen, dass zwei seiner oberen Parallelkanten einander berühren, so erhalten wir ein Bild wie es Fig. 13 veranschaulicht. Bei dieser Biegung ist die oberste Schicht zur innern, median gelegenen, die unterste zur äussern, distal gelegenen, geworden; diese letztere erhält durch die Biegung die grösste Oberflächenspannung. Soll nun diese Rinne zu einem Rohre geschlossen werden, so hat eine Vereinigung stattzufinden zwischen den Rändern sämmtlicher Schichten, wobei zuerst eine Vereinigung der Ränder der innersten Schicht vor sich gehen muss, welcher sodann die übrigen folgen. Die Ränder der äussersten Schicht haben den grössten Weg zurückzulegen, bis sie in der Mitte zusammentreffen; die an ihrer Oberfläche ohnehin schon grosse Spannung wird dadurch noch gesteigert, sodass eine beträchtliche Zerrung ihrer einzelnen Bestandtheile entsteht, welche, wenn wir es z. B. mit einem knetbaren Schichtensystem zu thun haben, zunächst in der Mittellinie zu einer Berstung führen muss.

Betrachten wir nun wieder unsere Fig. 1, so können wir dieselbe mit Fig. 13 als dem ersten Stadium unserer Rohrbildung vergleichen; noch besser entspricht vielleicht Fig. 2, denn hier besteht unzweifelhaft die äussere Schicht aus vacuolenführenden Neuroblasten; die grosse Hinterzelle markirt den heraufgebogenen Rand der äussersten Schicht. Die Stellung der Zellkerne resp.

der Axencylinder kann nicht befremden, wenn wir folgendes in Erwägung ziehen: Die Neuroblasten zeigen, wenn sie noch im Keimepithel liegen, Birnenform und zwar so, dass die Spitze nach aussen gerichtet ist; wäre also kein Hinderniss im Wege, so müsste der Axencylinder geradeaus wachsen. Nun wandert aber der Neuroblast in eine äussere Schicht, wo die Oberflächenspannung viel grösser ist, als in den inneren Schichten; diese Spannung lenkt also den Axencylinder so ab, dass er, je distaler die Zelle zu stehn kommt, desto tangentialer sich richten muss. Dass in der ventralen Partie der Medianebene keine Neuroblasten zu finden sind, ist auch nicht zu verwundern. Den mechanischen Grund dafür hat His[1]) schon längst auseinandergesetzt.

Nun folgt die Periode, wo sich der Centralcanal schliesst; aus unserer Betrachtung über den Schluss eines mehrschichtigen Rohres geht deutlich hervor, dass der Schluss des Centralcanals überhaupt erst der Schluss des Rückenmarkes und der bisher als Schluss des Medullarrohres bezeichnete Process erst der Anfang dieses Vorganges ist, welcher etwa der Verlöthung der beiden Ränder unserer innersten Schicht entspricht. Darüber kann kein Zweifel mehr bestehn, wenn wir das Schicksal der Hinterzelle verfolgen, welche für uns den Rand der äussersten (Neuroblasten-) Schicht bezeichnete. Diese Zelle verschiebt sich medianwärts so, dass sie mit der ihr symmetrisch gelegenen Hinterzelle in der Medianebene zusammentrifft. So entsteht die elegante Construction, wie sie Fig. 4 darstellt.

Fragen wir nun nach dem mechanischen Grunde des Rückenmarkschlusses, so wirken offenbar zwei Dinge in demselben (resp. entgegengesetzten) Sinne. Denn einestheils wandern die Neuroblasten nach den äussersten Schichten und bewirken so eine Oberflächenspannung, die sich stets vermehrt, solange Neubildung stattfindet. Andern Theils lockert sich das Epithel des Centralcanals in Folge der Neuroblastenauswanderung einerseits und einer Vertheilung auf den längern Centralcanal andererseits (vergl. pag. 15); ist dann das Minimum der Spannung in der innersten, das Maximum in der äussersten Schicht erreicht, so kommt der definitive Rückenmarkschluss zu Stande. Als Indicatoren der Massenverschiebung dienen uns die Leiber der Epithelzellen; ein besonders

1) Nr. 10. pag. 165.

drastisches Beispiel dafür liefern die Figuren 8, 9 und 10 in der „Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln“ von His sowie unsere Figur 4.

Hatte bis jetzt die weisse Substanz keine, oder höchstens eine unmerkliche Rolle gespielt, so werden die folgenden Aenderungen von ihr veranlasst. Besonders übt ihre laterale Substanzzunahme auf die graue Substanz einen Druck aus, der sich an dem Auseinanderweichen der Epithelstützfasern kund giebt (Fig. 5). Wesentliche Aenderungen sind jedoch nicht mehr zu constatiren.

Auf die Frage nach dem Ursprung der vordern und hintern Nervenwurzeln näher einzutreten, blieb mir aus äussern Gründen einstweilen versagt.

Zusammenfassung.

Die hauptsächlichsten Resultate, zu denen ich gelangt bin, sind folgende:

1. Die Tritonen stehen in Bezug auf die Anzahl der Mitosen den übrigen Wirbelthieren nicht nach.

2. Die ultraventriculären Mitosen dienen wahrscheinlich zur Vermehrung der Spongioblasten.

3. Meine histogenetischen Beobachtungen widersprechen der His'schen Neuroblastentheorie nicht, sondern bestätigen dieselbe.

4. Die Stützsubstanz der Batrachier ist zeitlebens ein einschichtiges Epithel.

5. Die von Freud bei Petromyzonten beschriebenen „Hinterzellen“ kommen auch den Amphibien zu und weichen im Verlauf ihrer Axencylinder nur in untergeordneten Punkten von jenen ab.

6. Infolge der Reduction des Centralcanallumens reicht die Zahl der dasselbe umstehenden Epithelzellkerne vollständig aus; die dahin zielenden Erklärungsversuche der Mitosen durch Merk und Vignal sind also überflüssig.

7. Ein Theil der als „Körner“ oder „freie Kerne“ in der weissen Substanz bisher beschriebenen Gebilde sind Ganglienzellen mit nachweisbarem Axencylinder.

8. Der bisher als Schluss des Medullarrohres bezeichnete Vorgang ist nur der erste Act des Rückenmarkschlusses, welcher

erst mit dem Schlusse des Centralcanals sein Ende findet. Ursache dieses Rückenmarkschlusses ist die Auswanderung der Neuroblasten nach der Peripherie der grauen Substanz und die damit verbundene Oberflächenspannung, deren Wirkung durch die Lockerung des Centralcanalepithels verstärkt wird.

9. Die grössten Ganglienzellen sind auch zeitlich die ersten.

Literatur.

1. Bidder und Kupffer. Untersuchungen über die Textur des Rückenmarkes. 1857.

2. Reissner. Bau des centralen Nervensystems der ungeschwänzten Batrachier. 1864.

3) Stieda. Ueber den Bau des centralen Nervensystems des Axolotl. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV. 1875.

4. Götte. Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.

5. Hensen. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und des Meerschweinchens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1876.

6. Freud. Ueber den Ursprung der hinteren Nervenwurzeln im Rückenmark von Amnocoetes. Sitzungsbericht der kais. Akademie Wien. 1878.

8. Fraisse. Beiträge zur Anatomie des Pleurodeles Waltlii. 1880.

9. Altmann. Ueber embryonales Wachsthum. 1881.

10. His. Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschl. Embryonen. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1882.

11. Vignal. Sur le développement des élements de la Moelle des Mammifères. „Archives de Physiol. normale et pathologique. 1884.

12. C. M. Schmidt. Beiträge zur Kenntniss des Rückenmarkes der Amphibien. 1885.

13. Gierke. Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXV. 1885.

14. Rauber. Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbelthiere. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXVI. 1886.

15. Gierke. Die Stützsubstanz des Centralnervensystems. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXVII. 1886.

16. His. Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarks und der Nervenwurzeln. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften. Bd. XIII. 1886.

17. Merk. Mitosen im Centralnervensystem. Denkschr. d. Wiener Akademie math.-nat. Cl. 1887.

18. Rhode. Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem v. Amphioxus. Zoologische Beiträge von Ant. Schneider. 1888.

19. His. Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Nr. XXVI. 1889.

Erklärung der Abbildungen.

Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Apparates eigner Construction angefertigt.

Fig. 1. Querschnitt des Rückenmarkes von Triton alpestris, 3 mm. Vergr. 250fach.

Fig. 2. Querschnitt des Rückenmarkes von Triton alpestris v. 6 mm. Vergr. 250fach.

Fig. 3. Querschnitt des Rückenmarkes von Triton alpestris v. 1 cm. Vergr. 220fach.

Fig. 4. Querschnitt des Rückenmarkes von Triton alpestris v. 2,5 cm. Vergr. 220fach. Die Zellkerne wurden absichtlich etwas zu klein gezeichnet um die Anordnung durchsichtiger zu machen. Auf dieser Figur sind die Querschnitte der Längsbündel mit einer Linie umschrieben.

Fig. 5. Querschnitt des Rückenmarkes von Triton alpestris v. 10 cm. Vergr. 220fach.

Fig. 6 stellt den Austritt einer vorderen Wurzel auf dem Längsschnitt dar von einem Triton alpestris von 9 mm. Vergr. 1000fach.

Fig. 7 giebt den Modus der Dotteraufnahme durch eine grosse Hinterzelle wieder, das Plasma drängt sich zwischen die Dotterkörner und umwächst sie.

Fig. 8. Ein Neuroblast mit Pigmentanhäufung am Ansatzkegel, sowie einer vom Kernnetz übersponnenen Vacuole.

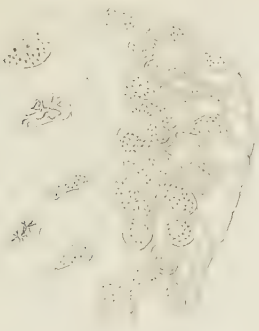
Fig. 9 und 10. Neuroblasten zu Beginn ihrer Auswanderung. Sämmtliche 4 Figuren 1000fach vergr.

Fig. 11 giebt einen Querschnitt durch die äusserste Schwanzspitze von Triton taeniatus. Rechts treten 3 Axencylinder aus und bilden so eine vordere Wurzel; oben liegt eine Hinterzelle mit ihrem Axencylinder. Vergr. 800fach.

Fig. 12 giebt verschiedene Formen von Ganglienzellen, die im Texte erörtert wurden bei 600facher Vergrösserung.

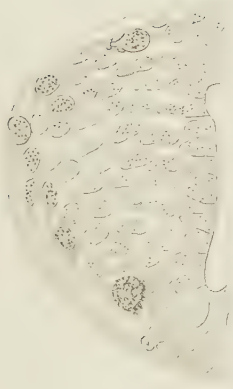
Fig. 13 ein gefaltetes Schichtensystem; die mit einem Kreuz bezeichnete Stelle entspricht der Lage der Hinterzelle auf Fig. 2.

1.

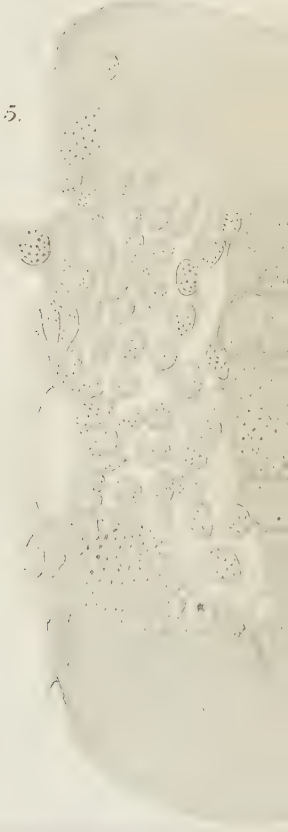


4.

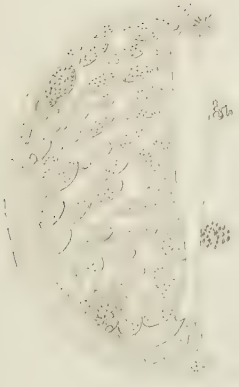
3.

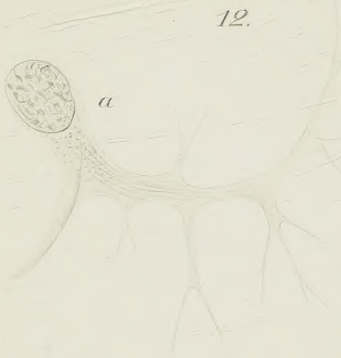


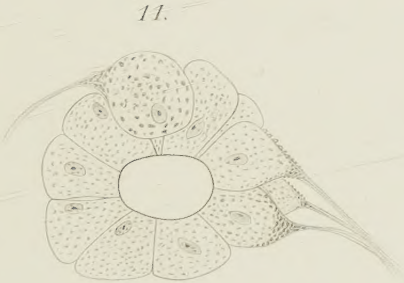
5.

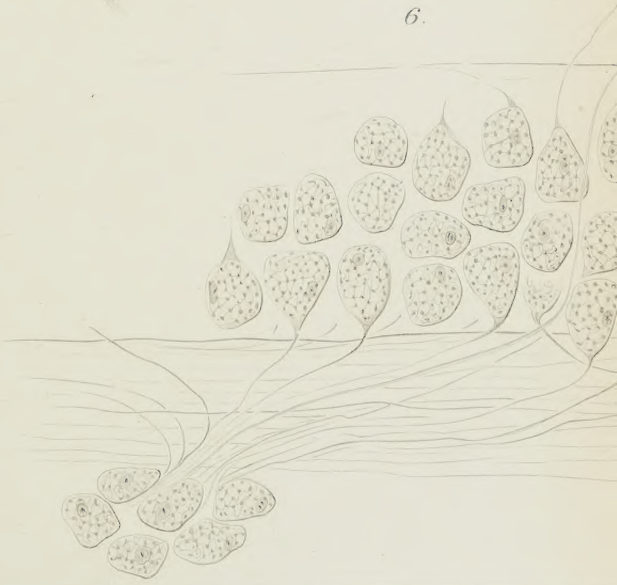


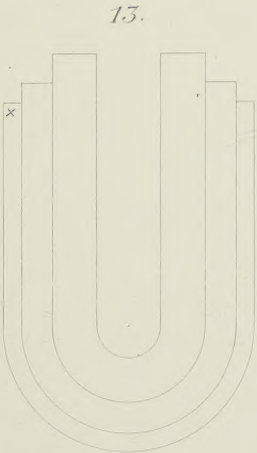
2.











Gez v Dr J Vosseler

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.